MINISTERIO DE EDUCACION Y JUSTICIA DE LA NACION
SUBSECRETARIA DE CULTURA

MUSEO ARGENTINO DE CIENCIAS NATURALES "BERNARDINO RIVADAVIA"
E
INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACION DE LAS CIENCIAS NATURALES
DIRECTOR: MAX BIRABEN

PUBLICACIONES DE EXTENSION CULTURAL Y DIDACTICA — No.13

SOBRE EL ORIGEN DE LAS ANGIOSPERMAS

POR GUILLERMO DEL CORRO

Todos los órganos, con excepción de las flores, que son usados en las clasificaciones de las plantas, aparecieron antes del fin de la Era Paleozoica. Pocos de los nuevos caracteres que se han desarrollado desde aquel tiempo, en las raíces, tallos, hojas y conos han progresado a lo largo de pasos reconocibles que sugieran descendencia linear. Además, la mayoría de las estructuras que dan la base para el discernimiento de filogenias, habían alcanzando su culminación antes del Cretáceo inferior, cuando las Angiospermas aparecen tan súbitamente en el registro paleontológico.

La clasificación de las Angiospermas está basada, principalmente, en la estructura de la flor más bien que en órganos de mayor poder conservativo, como los tallos y las hojas. Sin embargo, las flores y frutos fósiles en que los detalles internos estructurales se han preservado, son muy raros y esta rareza plantea un serio problema a la Paleobotánica, porque las técnicas taxonómicas son en gran parte inaplicables al material fósil. Por esto es que, en la mayoría de los estudios sobre las Angiospermas fósiles, la distribución en el tiempo y en el espacio es recalcada por los paleobotánicos, mientras que las conclusiones filogenéticas han sido dejadas en gran parte a los botánicos.

Es obvio que las Angiospermas más viejas conocidas no son las primeras, y sus registros fósiles sugieren o, mejor dicho, señalan una larga historia pre-Cretácea. Si las primeras Angiospermas vivieron en

tierras altas, quizás nunca se encuentre un registro satisfactorio de ellas, puesto que la fosilización de las plantas está restringida en gran parte a las cuencas bajas de acumulación.

El hecho de que las Angiospermas aparezcan tan bruscamente en el registro paleontológico, ha sido causa de innumerables preguntas y respuestas de parte de los botánicos y paleobotánicos. Ya C. Darwin se sentía perplejo por el rápido desarrollo de este grupo y en una carta que escribió a Hooker, en 1879, llamó a esta cuestión "an abominable mystery" (Arnold, 1947).

Arber y Parkin (1907) expresaron (p. 35): "There is reason to believe that the Angiosperms were derived from other seed plants, but that the seed, in itself a highly evolved structure originated at a much more remote period".

Estos autores hacen provenir a las Angiospermas de las Hemiangiospermas, grupo totalmente hipotético. En síntesis, sus conclusiones son que: aunque los antecesores directos de las Angiospermas todavía no se conocen al estado fósil, dicha línea de descendencia se puede trazar hacia el gran grupo de las Cycadofitas Mesozoicas y a unas hipotéticas plantas cercanamente emparentadas a las Bennettitales, y que existirían buenas razones para conectar a las Cycadofitas con las Pteridospermas del Paleozoico, y así las Angiospermas podrían derivar de un antecesor helechiforme de un período geológico muy anterior.

Carpentier (1923) escribió que el origen de las Angiospermas es difícil "et qui demeure mystérieux, mais captivant".

En opinión de Campbell (1928), cualquier intento de explicar la antecesoría de las Angiospermas es necesariamente en gran parte hipótesis e involucra la tan disputada cuestión de si ellas son monofiléticas o si hay varios "phyla" independientes o líneas separadas, que se extienden muy hacia atrás en el registro fósil. Puesto que las primeras Angiospermas conocidas están claramente emparentadas a géneros existentes y en muchos casos pertenezcan a éstos, es indudable que han existido verdaderas Angiospermas en formaciones geológicas más viejas. Según Campbell, Wettstein (1924), en su "Handbuch der Systematischen Botanik", 3ª edición, presume una directa derivación de las Angiospermas desde las Gimnospermas, pero en vez de buscar conexión con las extinguidas Cycadoideas, ve en las Gnetales los más cercanos parientes vivientes de los antecesores de las Dicotiledóneas. Finaliza Campbell expresando que cualquiera puedan haber sido los antecesores de las Angiospermas —verdaderas Angiospermas, Protangiospermas o Hemiangiospermas— el peso de la evidencia está en favor de la teoría de Engler, Wettstein, etc., que desde un extenso y complejo stock ancestral, muchos "phyla" independientes de Angiospermas se desarrollaron.

Wieland (1929) escribió que (p. 442) "The Angiospermas arise from the Hemicycad —Hemiconifer complex in the Trias by way of *Wielandiella* and *Caytonia*".

En relación al problema angiospérmico, Thomas (1932) dijo que la mayoría de los autores modernos aceptan la doctrina del sistema clásico, sistema que se originó antes de la aparición de "la evolución", cuando la constancia de la especie era un axioma. Que la naturaleza morfológica y relaciones de las plantas superiores como son visualizadas generalmente, todavía son exactamente las mismas como las concibieron Goethe, Lindley y de Candolle, y que son conclusiones basadas en ideas en las cuales la evolución no tenía lugar.

Ya Jeffrey (1912) había mencionado que la morfología de Goethe, que se basaba en los caracteres externos, había sido reemplazada por una morfología basada en lo interno. Que el cambio ocurrido en relación a la morfología igualmente había afectado a la Paleobotánica. Este autor señala que "Brogniart, en los primeros años del siglo pasado, había comprendido la importancia de la estructura interna de las plantas fósiles y sus puntos de vista son tan claros que parece que fueron escritos ayer".

Thomas (1932) añade que aunque muchos botánicos están familiarizados con los detalles y estructuras de las Pteridófitas, antiguas y modernas, de las Gimnospermas y de los diversos trabajos que nos han dado un nuevo punto de vista sobre los varios tipos de plantas del Devónico inferior y medio, dichos botánicos están adoptando un sistema de nuevos conceptos morfológicos, por lo menos para las Pteridófitas, "at the same time the old formal and idealistic morphology still exerts a strong influence on botanical thought, especially on the continent".

Que si deseamos comprender las variaciones en las formas de las plantas, antiguas y modernas, es necesario considerar la relación de forma a las condiciones del medio ambiente y esto requiere un conocimiento de la física terrestre y de la paleoclimatología.

Thomas cree que las plantas florales pueden haber derivado de plantas de naturaleza pteridospérmica, y que se debe recordar que, las Angiospermas y Pteridospermas, pueden representar formas en diferentes estados de evolución más bien que grupos independientes, deriva-

dos de un único antecesor. Que no es sorprendente que tengamos tal cantidad de formas divergentes, si la evolución floral ha continuado desde el Carbonífero. "I myself feel convinced that the flowering plants must have their origin in the very distant past, probably in Permian or Lower Triassic times..." (p. 31).

Según (Seward (1933), las Caytoniales pueden ser representantes de una rama de algún stock ancestral desde el cual se desarrollaron, en fecha posterior, todas las Angiospermas.

Chadefaud (1936) considera a las Angiospermas como directamente emparentadas a las Cycadales, mucho más que a cualquiera otro grupo de Gimnospermas. En particular es con las Cycadales y no con las Bennettitales con las que se las debe relacionar. En cuanto a las Gnetales, su parecido morfológico y anatómico con las Angiospermas por un lado, la comparación de sus flores con aquellas de las Bennettitales por otro, dará como resultado que ellas son a las Bennettitales lo que las Angiospermas son a las Cycadales, sólo que ellas no tuvieron el éxito maravilloso de las plantas con flores estigmatizadas.

Arber (1937) dice que Hagerup (1934 : 1936: "Zur Abstammung einigen Angiospermen durch Gnetales und Coniferae" —K. danske vidensk. Sdsk. biol. Meddel. 11:4: 1-83; 13:6: 1-60) ha puesto énfasis en las semejanzas entre las Gimnospermas *(Juniperus)*, las Gnetales y ciertas Angiospermas, de lo cual Hagerup saca la conclusión de que estos grupos forman un filum continuo, pero —añade Arber— las similitudes que el mencionado investigador presume que son debidas al parentesco de descendencia, son meros ejemplos de aquellos paralelismos tan comunes entre todos los grupos de plantas que han alcanzado el estado seminífero. Y pesimísticamente agrega (p. 177): ..."it is useless to examine Mesozoic strata for indications of the primeval structure of angiosperms —a group which shows every sign of maturity when it comes to our knowledge in the Cretaceous". Y que los enigmas, como la súbita aparición de las Angiospermas y sus varios paralelos, se pueden tomar en el sentido de que hay algo radicalmente erróneo en nuestro punto de vista del proceso evolucionario y que es necesaria una crucial alteración en el enfoque del proceso, para poder así obtener una clara iluminación sobre problemas tales como el del origen de la flor.

Para Bertrand (1937) todos los grandes grupos de vegetales vasculares son independientes unos de otros. Cada grupo ha llevado a cabo su evolución, con su energía inicial, con sus propios medios. No ha derivado de otros. Es decir, a cada grupo de plantas corresponde un grupo de vegetales vasculares, completamente aislados unos de otros.

Bertrand y Corsin (1938) insisten sobre los considerandos del autor "senior", así: "La adaptación instantánea de todos los vegetales vasculares en el momento mismo de su aparición no es más que la manifestación de la energía almacenada en la célula inicial".

Que la razón por la cual los diferentes tipos de vegetales vasculares no han podido lograr el mismo grado de perfeccionamiento debe buscarse en la energía potencial y en el grado de desarrollo de su célula inicial, por eso es que: los licopodios no pudieron ser más que licopodios; las Rhiniales no pudieron pasar el estado de Rhiniales; los *Anthoceros* han quedado al estado de *Anthoceros* y jamás han podido engendrar los otros vegetales vasculares.

Höeg (1937), en p. 564, expresaba que "The origin of vascular, terrestrial plants cannot at present be explained through any geological causes". Sea que todas las plantas vasculares del Devónico representan una transgresión monofilética desde el agua a tierra seca, es una cuestión que no puede ser definitivamente resuelta en la actualidad. Höeg opina que si las Psilofitas son descendientes de algún grupo algal, son las algas verdes *Euchlorophyceae*, a despecho de toda su disimilitud.

Frenguelli en 1946, en su "Origen de las Angiospermas", decía que (p. 170) "Invocar repentinas mutaciones profundas es quizá renunciar un poco a la solución del problema (es decir, el origen de las plantas florales). Buscar una razón en períodos evolutivos críticos durante los cuales las formas intermediarias de la cadena tuvieron vida efímera, es postergar toda solución y supeditada a la contingencia de eventuales descubrimientos, en cualquiera de los muchos rincones aún no explorados de la vasta superficie de la tierra, de eslabones acaso perdidos para siempre". Luego, en p. 206, "si las Angiospermas derivan de las Pteridospermas, forzoso será abandonar la teoría clásica de la morfología floral, para aceptar, por lo menos en parte, la hipótesis rameal. En todas las Pteridospermas las "flores" masculinas como femeninas aparecen como estructuras totalmente particulares al extremo de dos pínulas de frondas más o menos complicadamente ramificadas, o al extremo de las últimas ramas de un sistema desnudo, pero con el aspecto de una fronda privada de sus pínulas. Tendríamos así ramas con función fotosintética, ramas de función mixta y ramas fértiles con función exclusivamente reproductoras. En todas ellas los órganos esporangióforos son estructuras terminales sui géneris, los "telomas" de Zimmerman de teji-

do central esporógeno, alrededor de los cuales, sin embargo, pueden haberse congregado grupos de pínulas modificadas para cumplir una función protectora o vexilar".

Lam (1948), en su "New System of the Cormophytá", dice que el principal punto de ese Sistema es que la clase de las Angiospermas ha perdido posición como punto de partida para la interpretación de todas las otras Cormofitas. Considera en su sistema como nombres obsoletos a las Gimnospermas, Espermatófitas y Antófitas.

Las Gimnospermas no comprenden un grupo tipológicamente natural, no sólo porque agrupa varios tipos básicos, sino porque el concepto del esporofilo se ha alterado fundamentalmente y, además, porque el límite hacia las Angiospermas ha crecido de más en más. En varias Monoclamídeas el ovario está apenas cerrado, particularmente en el estado inmaturo. Por otro lado, la "angiospermia", es decir, el estado de cubrimiento (de un modo o de otro) del óvulo (megasporangio), es hallado en las *Cheirolepidaceae*, *Caytoniales*, *Hydropteridales* y más o menos en las *Lepidopermales*. Aun dentro de las Angiospermas hay dos tipos fundamentales de angiospermia: el plegamiento de la hoja en las Filosporeas y el cubrimiento por estegófilos en las Estaquiosporeas.

Las *Espermatófitas* no abarcan a un grupo natural, puesto que las semillas están desarrolladas en varios grupos no emparentados.

Antófitas: Se refiere a la estructura de la flor, y que según Lam, de la cual nadie será capaz de dar una definición más o menos satisfactoria, aun si se conviene en restringir este término a vástagos fértiles con "synstegófilos" (perianto), los cuales, tal vez, son encontrados en estado primitivo en las Protoangiospermas (en el sentido de Lam, las Protoangiospermas comprenden algunos grupos de plantas, que parecen ser intermediarios entre las Mesocormófitas (Cycadopsida, Coniferopsida : Lam) y las Angiospermas).

El desarrollo organogenético (evolucionario) de la flor ha sido gradual y aún si fuéramos capaces en la actualidad, puntualiza Lam, de describir su desarrollo, nadie estaría en una posición de marcar cualquier estado particular en el cual el concepto comenzaría a ser aplicable.

La clasificación de Lam (1948), muy reducida:

CORMOPHYTA

I. Eocormophyta (estaquiosporeas).

A. Gametophytea (dominio del gametófito). 1. *Bryopsida*.
a. Hepaticae; b. Musci.

B. Sporophytea (dominio del esporofito). 2. *Psilopsida*.
a. ¿Nematophytales?; *b*. Psilophytales; *c*. Psilotales.

II. Palaeocormophyta (estaquiosporeas o filosporeas; dominio del esporofito).

A. Microphylla.

1. Ramificación primariamente dicótoma, a menudo persistente aún en las ramas principales; isósporos o heterósporos, algunos con semillas (Lepidospermales). 3. *Lycopsida*.
a. Protolycopsida; *b*. Lepidophytales y Lepidospermales; *c*. Pleuromeiales; *d*. Lycopodiales; *e*. Selaginalles; *f*. Isötales.

2. La ramificación en los grupos más viejos todavía dicótoma, pero la ramificación principal muy pronto del tipo monopodial; isósporos, raramente heterósporos. 4. *Sphenopsida*.
a. Protosphenopsida; Pseudoborniales; *c*. Sphenophyllales; *d*. Cheirostrobales; *e*. Tristachyales; *f*. Equisetales.

B. Macrophylle. Originalmente estaquiosporeos, pero muy pronto filosporeos por excesiva agregación de telomas estériles en hojas telomas; isósporos o heterósporos, algunos con semillas en las cuales se desarrollan órganos protectores especiales (integumento, cúpula), europorofilos (¿todos?). 5. *Pteropsida*.
a. Filicales: Protofilices (= Primofilices: Cladoxylales, Coenopteridales. Fil. eusporangiatae, Fil. protoleptosporangiatae, Fil. leptosporangiatae; *b*. Hydropteridales; *c*. Noeggerathiales; *d*. Caytoniales (¿estaquiosporeas?; megasporangios "angiospermos"); *e*. Pteridospermales.

III. Mesocormophyta (dominio del esporofito). Megasporangios heterósporos en integumento(s), sino desnudo, formando semillas, ortótropos o ligeramente anátropos.

A. Macrophylla —principalmente filosporeos. 6. *Cycadopsida*.
a. Cycadales; *b*. ¿Nilssoniales?; *c*. Bennettitales (♀)) estaquiosporos).

B. Microphylla —principalmente estaquiosporeos; microsporangios anátropos. 7. *Coniferopsida*.
a. Ginkgoales; *b*. Cordaitales; *c*. Coniferales (¿♂ filosporos exc. *Taxus*?; ♀ Pinaceae y Araucariaceae secundariamente filosporos; Cheirolepidaceae lo mismo, con megasporangios "angiospermos").

IV. Neocormophyta (dominio del esporofito), heterósporos; megasporangios tendiendo a adquirir protección adicional (angiospermia), semillas; incremento en la tendencia a desarrollar flores (synstegofilos).

A. Estaquiosporeos; megasporangios en integumentos, sino desnudos o cubiertos por órganos estériles, entonces las plantas micrófilas y con filotaxia decusada o espiralada; esporangios ortótropos. 8. *Protoangiospermae*.
a. Chlamydospermales (Gnetales); Verticillatae (Casuarina).

B. Estaquiosporeos o Filosporeos; megasporangio en integumento(s) y, en adición, cubiertos más o menos perfectamente por o encerrados en órganos estériles (angiospermia); esporangios ortótropos o anátropos. 9. *Angiospermae*.

A. Estaquiosporae —estaquiosporos; rastros de antiguas dicotomías, principalmente en (♂) partes reproductoras; ± Monochlamydeae, tal vez también algunas Monocotiledóneas y Sympetalae.

B. Filosporae —filosporos; rastros de antiguas dicotomías, principalmente en partes vegetativas (venación); ± Polycarpicae y derivados.

Estaquiosporia, en el sentido de Lam, es la condición en las plantas en las cuales los espórangios, sean iso—o micro— y megasporangios son esencialmente terminales sobre telomas (= lóbulos aplanados) total o prevalentemente fértiles, siendo los últimos los extremos de un sistema-rama, el cual era dicótomo (isótomo) originalmente, pero que subsecuentemente se desarrolló en sistemas monopodiales y simpodiales, en sus partes más viejas; de ahí es que en muchos tipos, menos los más primitivos, estos esporangióforos estaban insertados sobre un (relativo) eje principal (en los grupos más primitivos, como las Psilophytales, ellos son (relativos) ejes principales).

En los grupos estaquiosporeos, rastros de antiguas dicotomías son encontrados particularmente en (♂) esporangióforos (estambres).

Parece haber una tendencia general, aún en las partes vegetativas, a reducir la superficie de la hoja (microfilia).

Filosporia, es la condición en la cual los esporangios están esencialmente "ahogados" en un exceso de telomas estériles, esto es, sobre una hoja (eusporofilia).

En los grupos filosporeos, trazas de antiguas dicotomías son encontradas, particularmente en las partes vegetativas (venación).

Existe una tendencia general a desarrollar grandes hojas (megafilia). La protección de los esporangios se hace por estructuras hoja; de los megasporangios, por diversas estructuras, como integumentos, cúpulas, etc., y adicionalmente por plegamiento de la hoja o parte de ella.

La teoría del "teloma": La organización del cuerpo esporofito de las plantas vasculares en general y la "teoría del teloma" en particular han despertado gran atención. (W. Zimmermann: "Die Phylogenie der Pflanzen. 1930. Jena: G. Fisher.) Esta es una teoría filogenética que parte de la estructura de las conocidas plantas primordiales y que combina los resultados de la investigación sobre la forma externa, estructura interna (teoría estelar) y desarrollo ontogenético (alteración de generaciones). Según Florin (1955), sus principales puntos son:

I) Las plantas vasculares se originaron de algas marinas, con thalus ramificado dicotómicamente. Los telomas primitivos derivan de estados unicelulares por combinación de células, formación de meristema (origen de polaridad), rotación del eje celular, movimiento de las fases principales en alternación de generaciones y formación de varios tejidos permanentes.

II) Las primeras plantas vasculares estaban formadas de órganos uniformes no diferenciados o telomas en un amplio sentido. Tales telomas comprenden telomas en un sentido restringido —los últimos segmentos uninervados de un sistema rama dicotomizante— y mesomas, que son segmentos similares entre puntos subsecuentes de bifurcación. Ambos eran protostélicos. Los telomas estaban divididos en telomas vegetativos o filoides y telomas fértiles o esporangios terminales, produciendo esporos.

III) La evolución de las plantas vasculares, en todos los subsecuentes períodos geológicos, es el resultado de unas pocas direcciones morfológicas básicas: recrecimiento, aplanamiento, fusión o syngenesis, reducción, recurvación y diferenciación longitudinal.

LAS GIMNOSPERMAS FOSILES Y SUS PROBABLES RELACIONES CON LAS ANGIOSPERMAS

Pteridospermas: Según Florin, la histología estelar de las Pterisdospermas fue estudiada por Andrews (1940 : Ann. Mo. Bot. Gard., 27 : 51-118), quien señaló que este grupo no puede ser considerado como intermedio entre los helechos y las cycadeas y que su origen debe ser buscado entre las psilófitas, punto de vista compartido por otros investigadores.

Caytoniales y grupos emparentados: *Caytonia* es un megasporofilo pinado, con las pinas unidas al raquis y portando óvulos en filas sobre las superficies adaxiales incurvadas. El "fruto" no es un carpelo y su "estigma" no es estigmático, sino meramente un labio. La polinización era gimnospérmica. La parte interna de la pared del "fruto" era gruesa y carnosa, conteniendo las semillas y canales angostos. Los canales se dirigían desde los micropilos hacia el labio. Thomas (1933) describió un nuevo grupo de plantas pteridospérmicas de Sud Africa, las *Corystospermaceae*, basándose en ramas seminíferas, órganos masculinos y semillas aisladas. Los órganos femeninos *(Umkomasia)* están formados de ramas situadas en las axilas de las brácteas y portando semillas cupuladas gimnospérmicas terminales, caracterizadas por micrófilos bífidos curvados.

El órgano masculino *(Pteruchus)* muestra grupos sinangios sésiles terminales, producidos sobre estructuras espatuladas o en forma de taza. Los microsporos alados se parecen a aquellos de las Caytoniales. *Dicroi-*

dium, Pachypteris y tipos similares de hojas parecen pertenecer a esta familia. *Peltospermaceae* (Thomas 1933), es otra familia de supuestas Pteridospermas. Generalmente Thomas, Harris y otros colocan a estas familias en las Pteridospermas y las consideran como vástagos tardíos del stock paleozoico. Florin considera que pueden representar grupos independientes más o menos emparentados unos a otros.

Cycadales: Se está de acuerdo, generalmente, que las cycadeas derivan del stock pteridospérmico paleozoico.

Bennettitales: La opinión de estos últimos años es que las pteridospermas, cycadeas y bennettites forman un grupo natural de rango elevado, las Cycadofitas. En opinión de Florin, las Cycadeas y Bennettites pueden derivar de Pteridospermas primitivas.

Pentoxylaceae: Grupo Jurásico de posición incierta, con caracteres mixtos —combinan caracteres de bennettites, cycadeas y coníferas, pero la morfología del cono, la anatomía del tallo, indican posición aislada.

Cordaitales: Para Florin, las cordaites son con toda probabilidad un grupo exclusivo de gimnospermas paleozoicas. Y que parece probable que derivaron independientemente de las Pteridospermas, de primitivas plantas vasculares del tipo general psilófito.

Ginkgoales: Las Ginkgoales y Cordaitales, probablemente son de origen común, origen que se encontraría muy lejos en la historia de las plantas vasculares (Florin).

Coniferae: Hay discrepancias en la clasificación, debido principalmente al conocimiento incompleto e insatisfactorio de las verdaderas afinidades de los varios géneros de coníferas. Florin ha propuesto que las Taxaceae sean removidas de las coníferas y elevadas al rango de clase independiente.

Taxales: Florin encontró que en ciertos aspectos las Taxales están claramente aparte de las verdaderas coníferas.

Chlamydospermae: *Ephedra, Welwitschia* y *Gnetum*. El origen y parentesco de las Clamidospermas ha dado lugar a controversias diversas. Para algunos botánicos *Wilwitschia* y *Ephedra* muestran afinidades con las Gimnospermas, en los caracteres foliares y caulinares; *Gnetum* se parece a las Dicotiledóneas en los mismos caracteres.

Dice Florin que la presencia en los tres géneros de una estructura medulósica en el tallo en curso de regresión y de xilema centrípeto, indican que las Clamidospermas derivan totalmente del stock pteridospérmico.

Recapitulando, diremos que las Pteridospermas y Cordaites son grupos antiquísimos. Las Cycadeas, Ginkgos, Coníferas y probablemente las Taxaceas son también bastante viejas, mientras que las Bennettites, Pentoxylaceae, Peltospermaceae, Corystopermaceae y Caytoniaceae son todavía desconocidas en los tiempos paleozoicos. Las Chlamidospermae no han sido todavía reconocidas con certeza, salvo en los estratos del Terciario.

Ya hemos visto que el término Gimnosperma es considerado obsoleto y abandonado, pues en estos últimos años se ha arribado a la conclusión de que la clasificación de las plantas vasculares en Criptógamas y Fanerógamas, y en Pteridófitas, Gimnospermas y Angiospermas no es natural.

Es de carácter horizontal y registra diferentes niveles de organización. De acuerdo a un punto de vista extremo cada uno de los grupos principales de Gimnospermas y Angiospermas representan líneas evolutivas separadas. (Bertrand, 1937; Bertrand y Corsin, 1938). Por lo que se ve ninguno de estos grupos, con excepción de las Pteridospermas, se puede señalar como antecesor de las Angiospermas.

A este respecto se puede mencionar a Tutin (1952), quien escribió... "neither paleobotany, morphology, anatomy or cytology has thrown any light on the origin af the Angiosperms or any major group within the Angiosperms... Indeed, one may go further and say no more is known about the origin of any major group of plants than was known in 1859", fecha de aparición del libro de Darwin "El Origen de las Especies".

"Que el hecho de que las Angiospermas no sean conocidas del Paleozoico seguramente no significa, en vista de su diversidad en el Mesozoico, que ellas no existían entonces, sino que no se preservaron. Aún hoy, cuando es el grupo dominante, la gran mayoría perecen sin dejar rastros." Finaliza Tutin diciendo que debemos convenir de todo corazón en que "el origen de las plantas florales es un abominable misterio".

Veamos cuáles son los diversos factores que dificultan el esclarecimiento del "abominable mystery". Según Constance (1955), ellos son: 1) el carácter especulativo, visiblemente incluido en todos los esquemas filogenéticos; 2) el fracaso del registro fósil de revelar las necesarias

formas que conecten grupos modernos; 3) la inhabilidad de los sistemáticos en convenir qué caracteres o qué grupos taxonómicos van a ser considerados primitivos y cuáles evolucionados o derivados, y por lo tanto, qué secuencias morfológicas son válidas filéticamente; 4) la improbabilidad de que los principales grupos vivientes hayan dado nacimiento uno a otro; 5) la cuestión de los cánones principales de la morfología clásica establecida en el período pre-evolutivo; 6) el aparente conflicto entre las seriaciones filéticas propugnadas sobre diferentes clases de evidencia, y 7) el supuesto sacrificio de una clasificación de máxima utilidad en favor de una, aceptada filogenéticamente.

Como se ve, el conflicto es grande y en la actualidad para esclarecer el problema se trata de obtener correlación de todos los campos de la Botánica: citología, genética, bioquímica, morfología, etc.

Se investiga la anatomía de la madera; estructura vegetativa de las Angiospermas: tallos, hojas, estructuras epidérmicas, estomas; inflorescencia, morfología floral y anatomía; embriología: *a)* óvulo; *b)* gametofito femenino; *c)* gametofito masculino; fruto y semilla; hábito primitivo de las Angiospermas (herbáceo o leñoso), origen y parentesco de las Monocotiledóneas.

El origen y parentesco de las Monocotiledóneas ha producido una gran cantidad de discusiones filogenéticas. De acuerdo a Constance, algunos de los principales puntos de discusión han sido los siguientes:

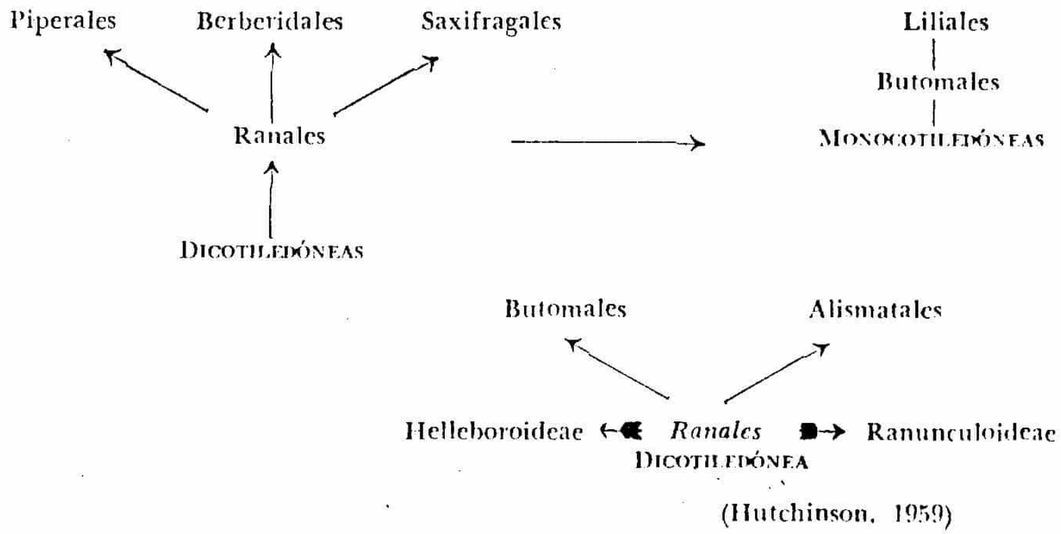
1. ¿Hay real afinidad entre las monocotiledóneas y dicotiledóneas, o representan phyla completamente independientes que exhiben sorprendentes paralelismos y convergencias?
2. Las monocotiledóneas o las dicotiledóneas —concedida la existencia de una afinidad— ¿representan el grupo más primitivo, y la monocotilia o dicotilia la condición ancestral?
3. Sea lo que fuere de su origen, ¿son las monocotiledóneas un grupo natural o una agregación artificial?
4. Si ellas tienen un origen único, ¿de qué grupo derivaron las monocotiledóneas y bajo qué condiciones?
5. ¿Qué monocotiledóneas vivientes retienen el conjunto más grande de caracteres primitivos?

En el siglo pasado las monocotiledóneas generalmente precedían a las dicotiledóneas en la secuencia de los órdenes, pero ahora el péndulo oscila en la dirección opuesta.

Constance sugiere un origen común para las mono y dicotiledóneas; que el tipo ancestral podría haber sido una "Pro-Ranal" leñosa,

sin vasos. Y que la monocotiledónea primitiva mejor representada, aunque no del todo, se encontraría en ciertas Liliales que han retenido una capacidad para el crecimiento secundario relativamente regular.

Hutchinson (1959) considera a las Monocotiledóneas como monofiléticas y como enseñando un íntimo parentesco con las Dicotiledóneas solamente en un punto, en los dos órdenes colocados en el comienzo del sistema por él propuesto, las *Butomales* y las *Alismatales*. Estas comparten con las *Ranales* un gineceo apocarpo y a menudo ellas poseen numerosos estambres; además, las *Butomaceae* se corresponden muy íntimamente con las *Helleboroideae*, mientras que las *Alismataceae* se parecen a las *Ranunculoideae*.



(Hutchinson, 1959)

En cuanto a la forma de las Angiospermas primitivas prácticamente no se sabe nada, pues ya hemos visto que se discrepa en cuanto a los caracteres que se deben tener en cuenta para la interpretación de la flor y de las hojas, mucho más si se sigue apelando a los conceptos de la morfología idealística. Por eso es que Thomas (1958 a) —p. 135— dijo: "We have no idea of the appearance of the most primitive angiosperm. We can be fairly certain that it did not resemble the conceptual urform (forma primitiva) of the idealistic morphology, and it seems unlikely that its leaves had the nervation characteristic of modern dicotyledons. We may well have found examples of the ancestors of the angiosperms without knowing it".

En relación con esto es interesante lo que Eames (1957) refiere. Este botánico durante el Congreso Internacional de Botánica en Cambridge, en 1930, en momentos en que caminaba con el profesor Seward le preguntó al distinguido paleobotánico inglés qué es lo que pensaba

de la posibilidad de encontrar evidencia fósil sobre el origen de las Angiospermas, a lo que Seward contestó: "¿How shall we recognize them when we find them? Perhaps we already know them". Añade Eames que lo que dijo Seward parece profético en la actualidad, cuando vemos cuán pocos de los caracteres largo tiempo usados para distinguir a las Angiospermas se pueden buscar en sus antecesores.

Thomas (1958 a) menciona el hecho de que el registro fósil no arroja luz sobre los antecesores angiospérmicos pre-Cretáceos y que es difícil creer que ninguna evidencia sobre su origen exista entre las plantas fósiles que se han descubierto. Que es muy posible que, siendo plantas que habitaban tierras altas (concepto vertido por Cockerell en 1935 : Science; 81 : 458, y luego por Axelrod, Evolution : 6 : 1952), ellas no hayan crecido en lugares donde sus restos tenían chance de preservarse o que las áreas donde se originaron no han sido todavía concienzudamente investigadas, "pero podemos haber encontrado los restos de sus antecesores, o de tipos aliados, sin conocerlos" (p. 129).

Igualmente Melville (1960) comentaba que el fracaso en encontrar los precursores fósiles de las Angiospermas se atribuye comúnmente a la pobreza del registro fósil. "Nevertheless, it is inconceivable that the most successful group of modern plants can have left no trace of its ancestors in the rocks."

Darrah (1960) cree que "that we have most if not all the clues to Angiosperm origin, but botanists have not been able to put them into a logical story".

Thomas (1958 *b*) cree que esto puede ser, en parte, por la persistencia de las viejas ideas; es decir, las ideas basadas en la morfología clásica de Goethe, conocida como la "teoría carpelar". Estos conceptos, que no pueden ser aplicados a estudios evolutivos, hicieron pensar a los botánicos que ellos conocían cuál era la forma de las primitivas plantas florales, e hicieron una búsqueda totalmente infructuosa de los fósiles que harían reales sus ideas.

Las Gimnospermas Mesozoicas y algunas Paleozoicas tenían inflorescencias con grupos de órganos reproductivos en el extremo de sus ramas. En opinión de Thomas (1958 b), es fácil interpretar las flores de las Angiospermas en referencia a los órganos reproductivos y que parece más lógico hacerlo así que considerar, a los órganos florales como una serie de hojas modificadas, tipo de estructura que es totalmente desconocida entre las plantas fósiles.

El registro fósil de ramas reproductivas da apoyo al punto de vista

de que las brácteas, bracteolas, sépalos y pétalos son estructuras nuevas, formadas por cambios en el crecimiento de los ejes reproductores y no modificaciones de hojas pre-existentes.

Para Thomas (1958 b) estas ideas pueden constituir las bases para un revaluamiento de las Angiospermas vivientes y para una nueva búsqueda de los caracteres correlacionados, con estructuras conocidas como primitivas.

Una muy reciente teoría sobre la flor angiospérmica, quizá aclare el panorama relativamente sombrío del origen de las plantas florales. Melville (1960), partiendo de que la "teoría carpelar" podría ser errónea, realizó una reinvestigación de la estructura vascular de las flores de ciertas familias de plantas florales.

De dicha investigación sacó la conclusión que la estructura básica del ovario angiospérmico era una hoja que portaba sobre su nervadura media, o pecíolo, una rama fértil dicótoma. De esta estructura, o de sus derivados simples, el gineceo de todas las modernas plantas florales fácilmente podía ser formado. La estructura básica de los órganos masculinos era similar, pero, no estando restringida por la función de encerrar óvulos, los estados más primitivos en la secuencia evolutiva han sobrevivido más en el androceo que en el gineceo. Para evitar confusión, Melville propone no usar el término "carpelo" y llamar a la estructura básica un "gonofilo" (gonophyll). Las estructuras análogas, masculina, femenina y bisexual, pueden por consiguiente llamarse "androfilos" (androphylls), "ginofilos" (gynophylls) y "androginofilos" (androgynophylls). La teoría puede ser llamada "teoría del gonofilo" (gonophyll theory). El investigador citado encuentra que la flor de *Magnolia* en lo esencial de su estructura vascular es aquella de la flor masculina de *Gnetum,* lo que sugiere que las Gnetales y las Magnoliales son vástagos divergentes de un stock común. Melville expresa que por fin hay evidencia para ligar las Dicotiledóneas con las Gimnospermas por medio de sus órganos reproductores y señalar similitudes entre aquellos de *Glossopteris* y el androceo de ciertas Angiospermas. En su otra contribución, Melville (1962) dice que los ovarios apocarpos y syncarpos, con placentación axial, parietal o central libre, pudieron ser formados directamente de derivados del gonofilo. Las potencialidades del gonofilo pueden así explicar, en parte por lo menos, la rápida aparición de las Angiospermas en el Cretáceo, admitiendo Melville que la migración desde el hemisferio sur no debe descartarse, lo cual implica que el citado botánico cree en el origen gondwánico de las plantas florales.

Para Melville el ovario angiospérmico ha sido formado a partir de unidades consistentes de una hoja con una rama epífila fértil. Expresa Melville que los parientes más íntimos de las Angiospermas son las *Glossopteridales.*[1] Ellas formaban un importante elemento en la flora de la Gondwania, lo que estaría de acuerdo para el origen sureño de las plantas florales. La mayoría de las Angiospermas modernas con inflorescencias epífilas, que se pueden considerar como primitivas, en este carácter, son encontradas sobre los trozos gondwánicos. Bailey (1949) escribió: "It is the living floras of N. Australia, New Guinea, New Caledonia, Fiji and adjacent regions northward to S. China that have yielded and are continuing to yield the richest crop of missing links in the chain of angiosperm phylogenies... These living floras of southern latitudes have already yielded more structurally primitive dicotyledons than have all the known fossil floras of northern latitudes. Therefore I am inclined to question the assumption of a northern origen for the angiosperms"... Los géneros con inflorescencias epífilas se encuentran principalmente en los trópicos, hecho consistente con lo manifestado por Adamson (1948) y posteriormente por Axelrod (1959 : Science, 130). La nueva teoría, según su autor, promete iluminar la filogenia de las Angiospermas. Para Melville es probable que las *Angiospermas,* las *Gnetales* y las *Glossopteridales* se originaron desde un único grupo ancestral.

Posteriormente (1963), Melville indica que la posición abaxial de la rama femenina sobre los androginofilos de *Glossopteris* haría imposible su directa conversión en flores del tipo angiospérmico. Las familias de plantas por él examinadas dieron evidencia de que sus flores se habían desarrollado a partir de agregaciones de androginofilos. Los androfilos de las familias más primitivas, con sus numerosas ramas fértiles, difieren considerablemente de las escamas masculinas de *Glossopteris.* Que las *Glossopteridae* no parecen estar en la corriente principal de la evolución angiospérmica, en razón, tanto de la orientación de las ramas fértiles como de la construcción de la escama masculina. Si ellas hicieron alguna contribución, debe haber sido por medio de derivados unisexuales, "but it seems more likely that they were already too specialized and on a side stream that led to extinction". Los androginofilos de los progenitores angiospérmicos deben haber sido un tipo más generalizado.

Por último, en opinión de Melville, la estructura de los sistemas vasculares florales no puede ser reconciliada con el clásico concepto de

un único origen para las plantas florales partiendo de un tipo primitivo de inflorescencia anthostrobilus.

Que tanto el gineceo como el androceo indican que las Angiospermas consisten de un número de líneas, "arising from a plexus of gymnospermous plants at the stage of evolution of the *Glossopteridae*".

Para Meeuse (1961) el enigmático grupo de las *Pentoxylales* del Jurásico medio de la India, ya mencionado, y que según Meeuse sus caracteres concuerdan con el género actual *Pandanus*, de modo tal que *Pandanus* es un descendiente directo de las fósiles *Pentoxylales.* Según el botánico mencionado, la estructura anatómica del tallo de las *Pentoxylales* y de los órdenes de Monocotiledóneas descendientes de ellas, es esencialmente homólogo y derivado de un rizoma glossopterido, presumiblemente del tipo *Vertebraria.* En relación a las Angiospermas, Meeuse dice que solamente hay evidencia circunstancial de que "the prosperous and blooming class of the Angiosperms sneaked up from some remote highland in the southern hemisphere suddenly to descend upon us as a large and varied group in the Lower Cretaceous"... Meeuse concuerda en que se debería seguir buscando las pre-angiospermas fósiles, y en cuanto al stock básico de las Angiospermas, menciona que la mayoría de los investigadores desean admitir que las plantas florales derivan de las Pteridospermas. Si uno se adhiere a esta idea, no hay alternativa posible que ir hacia atrás y buscar antecesores angiospérmicos más viejos, lo que es absurdo, porque ninguno de los grupos de Cormophyta, geológicamente más viejos, enseñan "Angiosperm trends" como las Pterisdospermas y sus conocidas sucesoras gimnospérmicas. Y que esto no puede ser una mera coincidencia, sino que debe ser una evidencia bastante sólida de que ellas están en la base de la línea angiospérmica de descendencia.

Señala Meeuse que es importante considerar que la probable razón por la cual los antecesores angiospérmicos no fueron reconocidos es porque un reconocimiento depende de una interpretación.

En el caso de las Angiospermas la interpretación fue impedida por el tratamiento del problema, preconcebido y no inductivo; en otras palabras, no se encontró un sólo tipo en conformidad con un tipo postulado (¡esperado!).

Beck (Brittonia : 12 (4) : 1960) reconoce un grupo sintético (clase), los "Progymnospermopsida", que dicho investigador considera ser el stock ancestral común de varias líneas evolutivas paralelas.

A raíz del trabajo de Beck, Meeuse (en Addendum : 559) sugiere

un origen común de las Pteridospermas en el sentido más estricto (tales como Medullosae y Lyginopteridales) y las Glossopteridales, pero separándose muy tempranamente, siendo las últimas el probable stock ancestral de las Cycadopsidas y de las Angiospermas. Esto nos daría una hipótesis de trabajo de una continua sucesión de las Angiospermas, desde las Progymnospermopsidas devónicas pasando por primitivos helechos seminíferos (los cuales se diferenciaron en Glossopteridales y Pteridospermae s. str.), Glossopteridales, "Protocycadopsida" y Cycadopsida.

Mary White (1963, p. 394) en relación al estudio realizado en fructificaciones de *Glossopteris angustifolia* Brogn., expresó: "It is obvious that the Angiosperms root in the Glossopteridalean seed-ferns and that from reproductives types developed in the group the "protocycadopsids" arose polyphyletically. These gave rise to the Cycadopsids including Bennettitales which led polyphyletically to the Angiosperms".

Area de origen de las Angiospermas: Plumstead (1961) refiere que se creía que hasta la mitad del Carbonífero, antes de la aparición del género *Glossopteris,* la flora tenía carácter universal. Que el género se había expandido a Rusia en el Pérmico llegando hasta Groenlandia, mientras que *Sigillaria, Lepidodendron, Cordaites, Sphenophyllum* y otras plantas norteñas invadían áreas sureñas.

Los escritos de Sahni (1926), Edwards (1952) y Frenguelli (1954) han aclarado el panorama, pues muchos de los elementos de la flora pre-*Glossopteris,* como igualmente los supuestos emigrantes norteños, han resultado ser los sobrevivientes de una flora esencialmente austral que se ha desarrollado de primitivas plantas terrestres, ¿que evolucionaron paralelamente con una flora norteña similar? (Gimnospermas y Angiospermas).

Kryshtofovich (1937) creía que la similitud de las floras fósiles de Angaria y Gondwania era por origen común, aunque la similitud era debida a las condiciones similares de las dos zonas templadas. Ahora sabemos que no hay tal comunidad de origen. La mayoría de los elementos referidos a *Glossopteris, Gangamopteris,* etc., de la flora fósil de Angaria han sido sustituidos por *Pursongia, Zamiopteris, Angaropteridium* y otros géneros y especies peculiares de la "flora de Angaria". (Kon"no, 1960).

Thomas (1963), Townrow (1957) y otros han separado las pteridospermas australes Triásicas de la antigua asociación *Thinnfeldia.* Florin (1940, 1963) encuentra que las coníferas del Jurásico y Terciario australes se encuentran sin elementos norteños, y que desde el Carbonífero superior hacia adelante la vegetación de Coníferas del mundo ha estado persistentemente diferenciada en dos grandes dominios fitogeográficos.

Edwards (1952) examinó todos los licopodios del hemisferio austral que se encuentran en el Museo Británico y dijo que él consideraba a esos licopodios, juntos con aquellos del Paleozoico de Sud América y Australia, como diferentes aspectos de una misma planta: *Lycopodiopsis pedroanum.* Como se ve, el problema de la mezcla de elementos norteños con los sureños se va aclarando, no va de prisa pero sí seguro. Un otro más. Townrow (1957) ha demostrado que *Thinnfeldia* era un helecho característico del Jurásico europeo, y la planta gondwánica era una pteridosperma que marca el comienzo del Triásico, llamada *Dicroidium.*

El error viene de lejos —los primeros paleobotánicos fueron europeos, quienes compararon todos los vegetales fósiles del sur con las plantas norteñas, de modo que familias, géneros y muy a menudo especies fueron consideradas como idénticas. Pero hubo algunas pocas excepciones, como J. Morris, quien hace 125 años había manifestado que las plantas fósiles del Carbonífero australiano eran perfectamente distintas de aquellas del hemisferio norte. (Tenninson-Woods, 1883; Proc. Linn. S. N. S. W. : 8 : 37-167).

Plumstead (1962 : 105) manifiesta que en el transcurso del tiempo han aparecido tantas contradicciones y tantos errores en la clasificación y en el fechamiento de los fósiles, que muchos paleobotánicos del hemisferio austral han cuestionado su validez, y ella cree que ha llegado el tiempo en que una teoría alternativa debiera recibir seria consideración.

Es decir que las similitudes de las clases de plantas que aparecen más o menos contemporáneamente, en las áreas laurásicas y gondwánicas, podrían ser explicadas por la posibilidad de que fueran derivadas de similares orígenes algales, continuando su desarrollo independientemente en su propio medio. Habría dependido de los genes en el stock original de cada clase u orden, puesto que éstos controlan la diversificación potencial, ya sea que el producto final en un área se parezca íntimamente a aquél en la otra área o ya sea que ellos difieran en grado notable o aun irreconocible. En un largo período de desarrollo independiente de las plantas superiores, sería irrazonable esperar el mismo producto final, aun siendo del mismo stock. Por lo tanto, las similitudes deberían disminuir con la duración del aislamiento. Inversamente,

donde una clase u orden de plantas similares, o íntimamente emparentadas, súbitamente aparecieran en algún área y en tiempo posterior al de su aparición original en otro lugar, indicaría migración.

La Sra. Plumstead señala que hay poca evidencia como para sugerir cualquier migración de plantas desde Laurasia hacia Gondwania durante el Paleozoico, y que es probable que la evidencia de emigración sólo se pueda encontrar desde el Triásico en adelante y que el movimiento fue casi totalmente desde la Gondwania hacia la Laurasia.

Son muchos los que han postulado para las plantas vasculares antecesores marinos, es decir que se han desarrollado a partir de algas marinas, y en lo que a mi conocimiento alcanza son escasas las postulaciones que dan como antecesores de las plantas vasculares a algas de agua dulce.

Kozlowski y Greguss (1959) han descripto pequeñísimas plantas vasculares (1 a 10 mm. de altura) del Ordovícico de Polonia. Greguss (el descriptor) la ha llamado "Propsilophyta", quien expresa que la existencia de dos diferentes tipos de plantas primitivas lado a lado: monopodial y dicótomo, es de la más grande significación filogenética. Al tipo monopodial se le denomina *Musciphyton* por su similitud con los musgos y al tipo dicótomo se le designa *Hepaticaephyton* por la similitud con algunas hepáticas. En opinión de Greguss, este hallazgo no aporta evidencia en apoyo de la teoría de que las primeras plantas terrestres se hayan desarrollado de algas marinas. Que las algas marinas, particularmente las Feofitas y Rhodofitas, señaladas por muchos como las antecesoras de las primitivas plantas terrestres, alcanzaron su más alto grado de desarrollo, análogo, a aquel alcanzado por las plantas terrestres en el estado angiospérmico, tal vez en los mares del Cámbrico. Esto está además probado por la alteración de generaciones en las algas marinas altamente desarrolladas.

Sugiere Greguss que las plantas vasculares terrestres, partiendo de la forma unicelular hasta la forma superior, se han desarrollado sobre la tierra independientemente, de modo que no es necesario poblar los continentes con descendientes de algas marinas altamente desarrolladas expulsadas del medio marino.

Romer (1955), al revisar los restos fósiles de vertebrados, incluidos euryptéridos y peces del Silúrico europeo, concluye con que el hogar primitivo de los vertebrados en tiempos del Silúrico era el agua dulce, y añade evidencia confirmatoria, dada por el estudio de la estructura y función del riñón. Finaliza Romer expresando que la examinación de la evidencia "... leads unmistakable to the conclusion that the early

vertebrates were dwellers in fresh water". ¿Por qué no los antecesores de las plantas vasculares?

Muchos argumentos se pueden dar, principalmente fisiológicos y morfológicos (diferencias de salinidad, medio, relaciones de luz, etc.), refutando un poblamiento terrestre por algas marinas. Para Greguss, las algas marinas representan un proceso independiente de evolución en el mar, mientras que las plantas terrestres lo hicieron sobre la tierra. Desde un común estado unicelular, las algas marinas pueden en el curso del tiempo haberse desarrollado a su estado moderno y superior, mientras que las plantas terrestres, partiendo de la forma unicelular sobre la tierra, desarrollaron sus diversos estados evolutivos hasta el estado angiospérmico.

Finaliza Greguss (p. 7): "It is not impossible that the ancestors of these branching formas existed previously, perhaps already in the Cambrian".

Singh (1954) ha estudiado la alga *Fritschiella tuberosa,* miembro curioso, monotípico y terrestre de las Chaetophorales, Algas Verdes (Chlorophyceae). Estas pequeñas algas se encuentran en casi toda la India y en Kachmanda, Nepal; también se la ha coleccionado en el ex Sudán anglo-egipcio (Africa).

De acuerdo al estudio realizado por el botánico hindú, las *Fristchiella* vivientes pueden ser sobrevivientes de los primitivos colonizadores que desempeñaron un gran papel en la conquista de la tierra y que (p. 3) "Very probable the first land plants originated and evolved from humble ancestors like *Fritschiella* and not from massive sea-weeds which were already too specialized and over-developed, and lacked the plasticity which alone could have endured success in a new environment".

En el Cámbrico del hemisferio austral se han encontrado restos de plantas vasculares. Así: Ghosh y Bose (1952) en el Cámbrico de Cachemira (India), posiblemente gimnospermas. Bose (1956) encontró una microflora en el Pakistán oeste, igualmente del Cámbrico.

Plumstead (1962) no acepta el origen de las plantas vasculares a partir de un stock de algas de agua dulce, y se inclina por la vieja concepción marina.

Las floras fósiles con Angiospermas sólo han sido examinadas con cierto detalle en pocas regiones de la Gondwania, y la flora está en más íntima relación con la flora moderna de la propia área que con cualquier flora moderna de la Laurasia, y los diversos investigadores que trataron el tema han aceptado la edad de las capas geológicas con

los restos de la flora, como del Cretáceo superior o aún más joven, lo que hace decir a Plumstead (1962): "Once again the experience of Laurasia has been imposed in southern countries where ancestral stock of plants differed vastly, and where a similar date for the origin of these advanced plants should not be accepted as a foregone conclusion".

Desde estas tierras australes, una vez acaecida la disyunción de la Gondwania, continuó la diversificación y evolución del stock angiospérmico, para invadir en oleadas sucesivas el hemisferio laurásico desde el Cretáceo en adelante.

Turril (1942), refiriéndose al tema en consideración, decía que parece haber tres posibilidades: 1) que las Angiospermas son monofilética, pero que han tenido una historia mucho más larga que lo que se conoce al presente, tal vez extendiéndose hasta los tiempos paleozoicos y con toda una serie de "missing links"; 2) que las Angiospermas son monofiléticas, pero que el primer grupo, y actualmente desconocido, divergió rápidamente, en términos de tiempo geológico, en un considerable número de diferentes grupos; 3) que las Angiospermas son polifiléticas. Y que estas posibilidades no son totalmente exclusivas unas de otras.

Campbell (1935) había expresado: "Tanto la morfología comparada y el registro geológico indican que las Angiospermas existentes representan un número de distintas phyla, los cuales no pueden ser rastreados a un único tipo ancestral". Agrega Turrill (p. 271): "It may be that there is more truth than most botanists seem to accord to Lotsy's view that hybridization is the key to evolution".

Hay innegable evidencia de hibridización y selección natural entre aquellos grupos, que dieron lugar a formas compuestas o híbridas en el hemisferio austral. Entre los fósiles tenemos la *Pentoxylaceae*, que tiene caracteres híbridos. En las actuales, *Welwitschia*, que aunque se la considera gimnosperma, se reconoce que tiene tantos caracteres angiospérmicos que Lam (1955) la llamó pro-angiosperma (Acta Bot. Neerl. 4 : 410-20). Thomas (1955) dijo que es la última Pteridosperma sobreviviente (Phytomorpholy. 5 : 177-85). Los "missing links" en el sentido de Plumstead, entre los cuales se puede mencionar a *Yabeiella oishi* (Arg. S. Afr. Aust.) que combina las características de *Taeniopteris, Linguifolium* y *Glossopteris*, pero se distingue por una vena marginal bien desarrollada que rodea a cada hoja. *Glossopteris* y *Linguifolium*, cuya distinción puede ser cierta en cuanto a edad, en opinión de Plumstead

(1962), pero que ella cree que la similitud implícita aún en sus nombres puede ser debida a un origen común.

Recientemente Mädler (1964) ha estudiado esporos y pólenes del Trias germánico; luego de pasar revista a las diversas concepciones sobre el origen de las Angiospermas, dice dicho investigador que esas teorías son cuestionables, en cuanto presumen que el origen de las plantas florales se encuentra en el límite del Permo-Triásico. Mädler, en base a reflexiones filogenéticas y biológicas, llega a la conclusión de que el comienzo de las Angiospermas se deberá buscar en el límite Triásico-Jurásico. Y que del mismo modo la tendencia evolutiva de los esporos señala tal hecho; es decir que se percibe una fase evolutiva general durante el Keuper (Triásico superior) hasta el Liásico (Jurásico inferior), pero debemos tener en cuenta esto en la Laurasia.

Las Angiospermas en la Gondwania aparecieron antes, en la escala geológica, que en el hemisferio norte; ya hemos visto que hay suficiente evidencia como para seguir buscándolas.

La glaciación del Permo-Carbonífero debe haber desempeñado un papel importantísimo en el desarrollo de las plantas florales; algún grupo de plantas debe haber sufrido cambios notables en su estructura íntima, de donde salieron las Angiospermas. En mi modo de ver, de un stock pteridospérmico salieron las Glossopteridales separándose tempranamente una rama que dio las Angiospermas.

Thomas (1958 a) dijo que la glaciación en el hemisferio austral debe haber tenido amplios efectos en la flora. Que luego de su máximum, grandes extensiones de tierra fueron dejadas, probablemente como habitats abiertos para el crecimiento vegetal, y que por un tiempo largo la vegetación parece haber sido escasa, aunque las condiciones eran posiblemente favorables para el establecimiento y preservación de las especies. "It may be that this area provided the conditions favouring the rapid evolution and spread of the flowering plants. In fact a few remains of structures resembling the flowers of angiosperms has been found in the Trissic rocks of South Africa." Que, por supuesto, es posible señalar diferentes estructuras encontradas entre las flores fósiles y expresar con algún grado de posibilidad que ellas se originaron a través de la selección natural. Los cambios en la forma de la fronda y de las pteridospermas podrían también ser atribuidos a la selección natural de variaciones tendientes a producir un órgano fotosintético más eficiente.

Asama (1962) indica que la hoja simple se encuentra en helechos

Recientes y en las Angiospermas, y que esto puede indicar que sus antecesores fueron pinados. Y se puede aceptar que los antecesores de las Angiospermas pueden haber sido pinados en el Paleozoico o Mesozoico. Si es así, es razonable que las Pteridospermas fueron las antecesoras de las Angiospermas, porque ambas tienen semillas como órganos de reproducción. Los helechos no podrán haberse desarrollado como Angiospermas en el Cenozoico, porque tenían esporos como órganos de reproducción. Asama, por el cambio de las formas de la hoja, estructura interna y reproducción, cree que muchas pteridospermas no se extinguieron hacia el fin del Paleozoico o Mesozoico sino que cambiaron a Angiospermas. Las hojas simples son derivadas de plantas pinadas, el incremento de las plantas de hojas simples indica severidad del medio. En la Gondwania tenemos plantas con hojas simples: *Glossopteris, Gangamopteris, Taeniopteris, Palaeovittaria,* que parecen ser derivados de plantas pinadas, por "retardación" según la teoría de Asama, es decir: por "retardación" del cambio de las formas de las hojas es notable, y por "aceleración" no se produce tal gran cambio.

Como se ve, todavía sigue sin resolverse "el abominable misterio". Son numerosas y divergentes las teorías y probablemente todas ellas contengan algo de verdad, pero ninguna totaliza todos los hechos.

En opinión de Lam (1959), las Angiospermas a la luz de la Nueva Morfología han resultado cada vez más misteriosas y que recién ahora se empieza a comprenderlas. El sistema de las Angiospermas ha sido siempre puesto en duda; una de las causas era que las homologías no habían sido bien comprendidas, otra podía ser la mezcla de formas estaquiosporeas con filosporeas, con sus convergencias engañosas; pero —agrega Lam— una tercera causa, que hasta ahora fue ignorada por completo, podría ser que un nuevo grupo dominante, el grupo sucesor de las Angiospermas, esté ya aquí sin que tengamos medios de reconocerlo. Según el botánico citado, el grupo dominante no puede surgir más que de las Angiospermas. Los grupos dominantes del pasado se han sucedido en períodos bastante regulares. Las Angiospermas han comenzado a aparecer hace alrededor de 130-40 millones de años, y si se comportan como sus predecesoras deben estar ya en declive. Hasta el presente ningún botánico se ha manifestado sobre este asunto y, juzgado superficialmente, las plantas florales parecen formar un grupo natural y vigoroso. Lam manifiesta sus dudas de que las Angiospermas sean un grupo natural pues no es posible reconstruir un plan (tipo) basal, como lo exige la tipología, tan pronto como se acepten los dos

grupos, estaquiosporeos y filosporeos, que son incompatibles; por lo tanto, la distinción de los dos grupos es una realidad no sólo morfológica sino también filogenética, opinión apoyada por la paleobotánica: las primeras angiospermas eran ya estaquiosporeas (Monoclamídeas), ya filosporeas (Policárpicas). Sólo posteriormente se han desarrollado los grupos de naturaleza incierta (¿mixta?).

En cuanto a los antecesores de las Angiospermas, Lam (1961) piensa que se los debe buscar en las Pteridospermas, grupo de enorme diversidad, que tal vez se extendió desde el Devónico hasta el Cretáceo y que probablemente comprendió los tipos estaquiosporeos y filosporoes en varias graduaciones. Esos antecesores pueden haber sido comparativamente pequeños, modestos, tal vez en un hábito acuático o semiacuático, tal vez en tierras altas y secas. Pueden haber sido monoicos y dioicos, con los esporangios u órganos portadores de esporangios probablemente erectos y trepadores lo más probable hacia sus extremos, de todos modos con una disposición helicoidal. Sus gametofitos deben haber recorrido un largo camino hacia el actual tipo de Angiosperma, tal vez comparable con lo que se conoce de *Ephedra*. Finaliza Lam expresando que tiene temor de que hay muy poca evidencia fósil, si la hay, para este tipo de ensueño. Por último, Lam (1959 : 124) concluye con que "en virtud de la edad ya considerable de las Angiospermas, podríamos imaginar que el grupo futuro ya ha hecho su entrada. Como no conocemos su plan básico, no tenemos ningún medio de reconocerlo".

La impresión de Lam es que "los nuevos grupos no se anuncian; sus estadios iniciales son insignificantes, pluripotenciales. Pero se puede suponer que el próximo grupo está ya, después de millones de años, entre las Angiospermas y que enturbia su sistema".

CONCLUSIONES

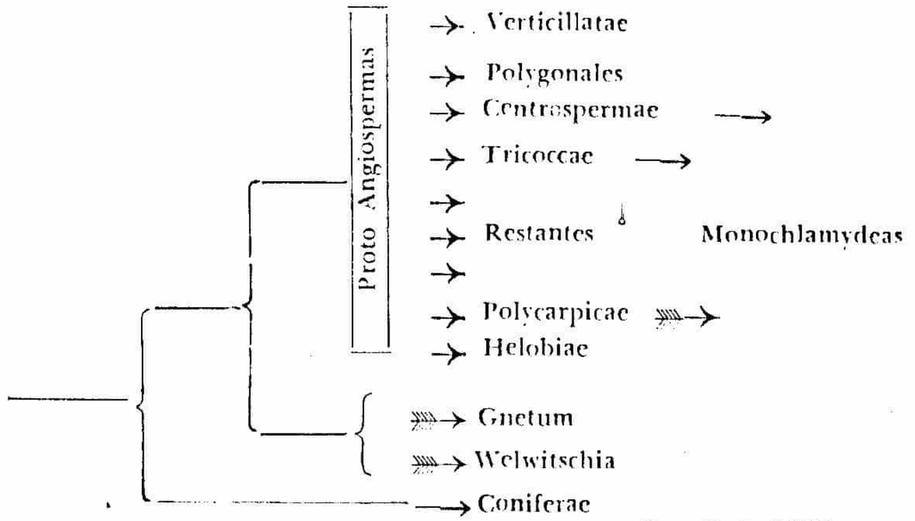
Hemos visto que el registro fósil en lo concerniente a las Angiospermas, es lo suficientemente inadecuado para que los filogenistas no tengan base sólida para construir una clasificación adecuada. Gran parte de la evidencia paleobotánica se basa en la conservación de partes vegetativas y casi ninguna de material reproductivo de plantas florales primitivas, entre las cuales pueden estar las pro-angiospermas. Pudiera ser que la clave esté en las fructificaciones de las Glossopteridales. Estas plantas sobrevivieron períodos de glaciación, incremento de temperatura y aridez; crecieron sobre diversos suelos, prosperaron en diversas

alturas; fue una clase altamente diversificada, como lo atestigua el gran número de géneros y especies; la frecuente presencia de formas híbridas, la gran diversidad de forma y tamaño de las hojas; el género *Glossopteris,* por ejemplo: tenía hojas grandes simples, con venación en red, fructificaciones axilares bisexuales y semillas protegidas. Mary White (1963) ha descripto estructuras reproductoras de *Glossopteris*, procedentes de Bowen Basin, Queensland (Australia). White ha sugerido que la progresiva modificación de las hojas de *G. angustifolia* Brogn. representa un paso en la evolución de la flor. Así, si las hojas más modificadas, las escamas frondas femeninas [1], fueran dispuestas en un verticilo en el extremo de una rama corta, con escamas frondas masculinas activas, frondas tipo masculino, sin esporangio, hojas con puntas endurecidas (escamas frondas parcialmente diferenciadas), hojas gangamopteroides y pequeñas hojas normales detrás de ellas, en ese orden, estaría presente una "flor". En el sentir de White, las Angiospermas enraizan en las Glossopteridales, y que, desde tipos reproductores desarrollados en el grupo, polifiléticamente se desarrollaron los "Protocycadopsidos", los que dieron nacimiento a los Cycadopsidos incluidas las Bennettitales, que condujeron polifiléticamente a las Angiospermas. El delineamiento dado por White coincide con el dado por Mecuse, y que sería así:

Progymnospermopsida ⇢ Pteridospermae
↓ Glossopteridales
↓ Protocycadopsida
↓ Cydadopsida plus Bennettitales
↓ Angiospermae

Algunos investigadores han sostenido que las Angiospermas han derivado de las Gimnospermas; otros, como Fagerlin (1947), han considerado que la morfología floral de *Gnetum* es homóloga con aquella de *Ephedra* y *Welwitschia*, y considera a los tres taxa como haber tenido un antecesor común, que derivó del mismo stock que el único antecesor postulado como haber originado a la Proto Angiospermas.

1 Las escamas frondas femeninas consisten de escamas cordiformes, unidades a segmentos laminales cortos, relativamente anchos con bases bilobadas.



Fagerlind (1947)

Un caso interesante de mencionar es el de las Proteaceas, que fueron estudiadas citológicamente por Rao (1957). Según Rao, estas plantas parecen ser las más simples entre las Angiospermas Monoclamídeas, y no Monoclamídeas por reducción, y que por lo tanto no pueden ser derivadas de ninguna otra familia.

Las Proteaceas son de gran antigüedad y la distribución actual enseña que pueden haberse originado en las masas terrestres australes (es decir, en los trozos Gondwánicos) y que no las han abandonado. Esta gran familia consta de 61 géneros y alrededor de 1.400 especies.

Rao cree que las Proteaceas constituyen un eslabón entre las hipotéticas Proangiospermas y las familias Monoclamídeas; que parecer ser uno de los stocks angiospérmicos ancestrales y primitivos que se han desarrollado paralelos a las Polycarpicae, Helobiae, Verticillatae, etc., desde las Proangiospermas (cf. Fagerlind).

A medida que se incrementen los estudios citológicos de las plantas, se irán acumulando conocimientos en lo concerniente a las angiospermas primitivas, como asimismo el de su área de origen. No debemos olvidarnos de lo que expresara Bailey (1949) cuando se refería a las regiones australásicas y malásicas, que es donde se encuentran los elementos más primitivos de la flora angiospérmica actual.

Para el área de origen ya se tienen numerosas evidencias fósiles como actuales de que tanto las Gimnospermas como las Angiospermas se originaron en la Gondwania.

Ya hemos visto el caso de las Glossopteridales y de las Proteaceas; no hace mucho (1963) Vessey y Barlow estudiaron el número de cromo-

somas de los helechos de la familia Hymenophyllaceae, concluyendo los investigadores nombrados en que la distribución geográfica del número básico X = 11 apoya el origen austral de la familia; dicho número ha sido registrado solamente de Nueva Zelandia y Australia (del material estudiado), lo que tal vez explique la naturaleza aberrante de algunas especies australes y apoyan el punto de vista de Copeland (1937) del origen austral de la familia, lo que les hace expresar a Vessey y Barlow (p. 306): "If the postulated scheme of genome evolution is correct, then it is clear that Copeland had a remarkable insight into evolutionary relationships within this taxonomically difficult family". Ya Copeland (1948), al estudiar los helechos de las islas del Pacífico, manifestaba (p. 294) que "no hay uno de los helechos de las islas del Pacífico al cual no considere ahora como de directo origen Antártico... Mi conclusión es que todos los helechos polinésicos y más de la mitad de las plantas florales Polinésicas son de antecesoría Antártica".

Camp (1947) fue, al igual que Copeland, bien enfático al manifestar (p. 181): "I therefore incline to the conclusion that the southern land masses are not only the original homes of the great majority of our basic angiospermous groups but that also it has been on these same southern land masses where the greater part of their primary evolutionary divergences took place".

Algunos botánicos han señalado a los trópicos como el lugar de origen de las Angiospermas; la vieja escuela europea señala las regiones del Artico. Entre los que señalaron a los trópicos se encuentran Adamson (1948), Axelrod (1958); Copeland (1937, 1948), Cockayne (1928), y otros señalaban a la Antartandia; sea como fuere, tanto los trópicos como la Antartandia formaban parte de la Gondwania.

Entre los paleobotánicos que señalaron un origen Artico para las Angiospermas, fue Seward el más destacado de ellos; así escribió (1933 : 383): ... "there is reason to believe that the moderns forms began their extraordinarily successful career in high northern regions whence they rapidly colonized the world". Se refería a la supuesta flora del Cretáceo inferior del oeste de Groenlandia donde la Formación Kome era datada del Cretáceo inferior, pues se decía que se habían encontrado hojas fósiles de dicotiledóneas. Recientemente Koch (1964) investigó cuidadosamente la geología de la región, llegando a la conclusión que (p. 539) ... "no remnants of angiosperm have with certainty been found in the Kome formation". Koch dice que es necesaria más evidencia para determinar si la hoja que Heer describió como *Populus primaeve* es verdaderamente de afinidades dicotiledónicas, pues tampoco se puede dejar de lado la posibilidad que pueda derivar de especies no angiospérmicas con hojas similares. La existencia de plantas fósiles como el reciente género *Gnetum*, justifica esta duda; además, según Koch, el fósil mencionado podría provenir de formaciones del Cretáceo superior.

En mi modo de ver, las Angiospermas ya están presentes en el Pérmico de la Gondwania y no han sido distinguidas probablemente porque todavía muchos de los paleobotánicos australes aún siguen aferrados a la morfología clásica; y hasta que no se delimite con claridad qué es lo que se debe buscar en el registro fósil, el enigma angiospérmico seguirá siendo lo que ha sido desde 1859. Para la solución del "abominable mystery" deben ser los morfólogos y los anatomistas quienes tienen que asistir a los paleobotánicos, a la luz de la Nueva Morfología, sugiriendo o indicando qué es lo que deben buscar.

En relación con el origen de las plantas vasculares, siempre había pensado que éstas se originaron de algas de agua dulce y no de algas marinas, pero tenía algunas dudas; el trabajo de Kozlowski y Greguss me ha resuelto a aceptar dicho punto de vista. Lam (1959 : 103), al referirse a la teoría de Greguss (el descriptor), dice: "La naturaleza de estos restos nos parece dudosa, pero la cuestión es interesante". Mi punto de vista es prácticamente el mismo que el de Greguss, es decir, las plantas vasculares terrestres se han desarrollado a partir de un stock de algas de agua dulce, probablemente en el Precámbrico superior; ya hemos visto que indudables restos de plantas vasculares se han encontrado en el Cámbrico de la India.

Las algas marinas han evolucionado independientemente de las de agua dulce y no han podido conquistar tierra firme, por no haber estado sujetas a las fluctuaciones climáticas que soportaron las algas de agua dulce, fluctuaciones que probablemente actuaron como agentes mutantes para el cambio de estructura en unión al constante bombardeo de las radiaciones cósmicas sobre la tierra.

La clave de la evolución vegetal hacia la angiospermia debe encontrarse en la hibridización, como ya lo expresara Lotsy, según Turrill (1942). En mi forma de ver, las Glossopteridales no dieron lugar a las Angiospermas, sino que desde un stock común pteridospérmico salieron las Glossopteridales y las Angiospermas, separándose las primeras

tempranamente de la rama angiospérmica, la cual evolucionó muy lentamente, posiblemente en el área Antartándica, desde donde a comienzos del Cretáceo invadió rápidamente las áreas gondwánicas restantes, invadiendo posteriormente las áreas laurásicas, en donde en el transcurso del Cenozoico alcanzaron su ácme evolutivo. La curiosa flora de El Cabo debe ser los remanentes de la primitiva flora angiospérmica de la Antartandia.

Recientemente Hawkes and Smith (1965) han estudiado el problema; refieren que la aparente ausencia de angiospermas fósiles puede ser explicada por la distribución ecológica; mencionan que el profesor Heslop-Harrison, en comunicación privada, ha discutido la posibilidad de que las plantas florales de la Gondwania pueden haber aprovechado de habitats más secos, no fosilizadores, posiblemente montañosos, situados bastante lejos de la competición de la flora *Glossopteris* húmeda. Esto estaría en apoyo de mi suposición de que son flores que han surgido de un antecesor común.

Los botánicos mencionados concluyen así: "La evidencia distribucional de las plantas vivientes indica que las angiospermas estuvieron casi seguramente presentes en el supercontinente Gondwania en tiempos Mesozoicos, sino antes. Que los representantes de algunos géneros modernos de plantas florales ya existían por lo menos en tiempos del Cretácico inferior (hace unos 100-120 millones de años".

Para finalizar citaré la frase de Plumstead (1962) en el sentido que la distribución de las plantas en los trozos gondwánicos, como corolario natural, indica que ... "the present distribution of plants and particularly flowering plants, arose from an ancestral angiosperm stock in Gondwanaland".

ADDENDA

Cuando este trabajo ya estaba en prensa llegaron a mis manos tres trabajos en relación al origen de las Angiospermas. L. Croizat en Candollea, v. 19: 17-96. 1964 "Thoughts on high systematics, phylogeny and floral morphology, with a note on the origin of the Angiospermae".

Algunas de las conclusiones de Croizat son las siguientes: durante las glaciaciones del "Permo-Carbonífero", un grupo de plantas sufrió un cambio notable en sus procesos de ovulación y fertilización.

Las pre-angiospermas sufrieron una distribución comparativamente rápida como hierbas, en la mayor parte distribuidas cerca de la costa

y en su inmediata vecindad, comenzando con el Pérmico (hace unos 220 millones de años). Las plantas florales lo más seguramente no se originaron como poblaciones de montaña.

Unos 70 millones de años más tarde (hacia el meso-Jurásico) las Angiospermas ya eran de extensión mundial y no lejos de las modernas familias-géneros (por lo menos en el sentido morfogenético).

Luego de que pasan unos 30 millones de años, se comienza a notar la presencia de Angiospermas "modernas" en el registro fósil, para aumentar subsecuentemente a la total dominancia.

La adherencia al carpelo "clásico" (o Goethiano) hace imposible comprender la morfogenia y filogenia angiospérmica.

Las Angiospermas son "monofiléticas" como tales, y por tendencia general. Ellas son por el contrario "polifiléticas" familia por familia.

A. Cronquist (1965) en "The estatus of the general system of classification of flowering plants". Miss. Bot. Gard. Ann., v. 52, nº 3: 281-303, ha expresado que cualquier nuevo sistema de clasificación, debe estar basado en el concepto Ranaliano de la evolución angiospérmica, las monocotiledóneas derivando de dicotiledóneas primitivas. Que las Angiospermas probablemente derivaron de las Cycadophyta.

L. G. Stebbins (1965) en "The probable growth habit of the earliest flowering plants". Missouri Bot. Gard. Ann., v. 52, nº 3: 457-468., dice que los patrones distribucionales de muchas hierbas sugiere que ellas son muy viejas; la ausencia del registro fósil es considerada como el efecto de una predisposición particular más bien que como evidencia de que las hierbas no existieron durante la evolución primaria de las Angiospermas. En las Gruinales, Malvales y Polygonaceae, los géneros que contienen arbustots, tienen menos sistemas reproductivos especializados, que los géneros arbóreos emparentados. Según Stebbins la evidencia enseña que las Angiospermas originales fueron arbustos o subarbustos, más bien que árboles; desde éstos, la evolución en forma de radiación adaptativa dio lugar al surgimiento tanto de arbustos más altos, árboles y hierbas, incluyendo a las Monocotiledóneas.

BIBLIOGRAFIA

ADAMSON, R. S. (1948). Some Geographical Aspects of the Cape Flora Pres. Add. — *Trans. roy. Soc. S. Afr.* 31 : pt. 5 : pp. 437-464. 1948.

ARBER, A. (1937). The Interpretation of the flower: a study of some aspects of morphological thought. — *Biol. Rev.* 12 : pp. 157-184. 1937.

ARBER, E. A. N. and J. PARKIN (1907). On the origin of the angiosperms. — *Jour Linn. Botan. Soc.*, 38 : pp. 29-80. 1907.

ARNOLD, CH. A. (1947). An Introduction to Paleobotany. — *McGraw-Hill Book. Comp. Inc. First.* Ed. 433 p. 1947.

ASAMA, K. (1962). Evolution of Shansi Flora and the origin of simple leaf. — *Science Rep., Tohoka Univ. Sendai, Japan;* 2nd ser. (Geol.) Spec. Vol. nº 5 : pp. 217-273. 1962.

BAILEY, I. W. (1949). Origin of angiosperms: need for a broadened outlook. — *J. Arn. Arboretum.* 30 : pp. 64-70. 1949.

BAILEY, I. W. (1953). Evolution of the tracheary tissue of land plants. — *Am Jour. Bot.* 40 : 1 : pp. 4-8. 1953.

BERTRAND, P. (1937). Isolement précoce de tous les grands groupes de végétaux vasculaire. — *Bull. Soc. Bot. France* : 84 : pp. 713-720. 1937.

BERTRAND, P. et CORSIN, P. (1938). Philogénie des végétaux vasculaires. — *Bull. Soc. Bot. France* : 85 : pp. 331-348. 1938.

BLANFORD, W. (1890). Ann. Add. to the Geol. Soc. — *Quart. J. Geol. Soc.*, 46. 1890.

BOSE, A. (1956). Microflora and age of Punjab Saline. — Series from Dhariala well nº 1, Salt Range West Pakistân. *Proc. Nat Inst. Sc. India* : 22 : 2 : pp. 77-82. 1956.

CAMPBELL, D. H. (1928). The Phylogeny of the Angiosperms. — *Bull. Torrey Bot. Club* : 55 : 9 : pp. 479-497. 1928.

CAMP, W. H. (1947). Distribution Patterns in modern plants. — *Ecol. Monographs* : 17 : 2 : pp. 159-183. 1947.

CARPENTIER, A. (1923). L'Origine des Angiosperm et la Paleontologie. — *Rev. Gen. des Sc.* : pp. 539-542. 1923.

CONSTANCE, L. (1955). The Systematics of the Angiosperms. — *A Century of Progress in the Natural Sciences.* 1853-1953. San Francisco. 1955.

COPELAND, E. B. (1948). The origin of the native flora of Polynesia. — *Pacific. Sc.* : 2 : 4 : pp. 293-296. Honolulu. 1948.

COPELAND, E. B. (1939). Fern Evolution in Antarctica. — *The Phillipine J. Sc.* 70 : pp. 157-188. 1939.

CHADEFAUD, M. (1936). L'Origine Cycadéene des Angiospermes et la Classification Générale des Phanérogames. — *Bull. Soc. Bot. France.* 83 : pp. 586-592. 1936.

CHAMBERLAIN, CH. J. (1935). The Angiosperms. — *Bot. Rev.* 1 : 6 : pp. 183-209. 1935.

CHAMBERLAIN, CH. J. (1920). The living Cycads and the Phylogeny of seed plants. — *Am. Jour. Bot.* 7 : 4 : pp. 146-153. 1920.

DARRAH, W. C. (1960). Principles of Paleobotany. — 2nd. ed. 205 p. 1960.

EAMES, A. J. (1957). Some Aspects of progress in plant morphology during the fifty years. — *Am. Jour. Bot.* 44 : 1 : pp. 100-104. 1957.

EDWARDS, W. N. (1952). Lycopodiopsis, A. Southern hemisphere Lepidophyte. — *The Palcobonist* : 1 : pp. 159-164. 1952 (en Plumstead 1962).

FLORIN, R. (1963). The distribution of conifer and Taxad genera in time and space. — *Acta Horti Bergiana.* Bd. 20 : nº 4 : pp. 121-311. 1963.

FAGERLIND, F. (1947). Strobilus and Blüte von *Gnetum* und die Möglichkeit, aus ihrer Struktur den Blütenbauder Angiosperm zu denten. — *Ark. Bot.* 33 A (8) : pp. 1-57. 1947.

FLORIN, R. (1940). The Tertiary Fossil conifers of South Chile and their Phytogeographical significance, with a Review of the Fossil Conifers of Southern Lands. — *K. Svenska, Vet-Akad.* Handl., 3. ser. 19 (2) : pp. 1-104. 1940.

FLORIN, R. (1955). The Systematics of the Gymnosperms. — *A Century of Progress in the Natural Sciences.* 1853-1953. San Francisco 1955.

FRENGUELLI, J. (1946). El origen de las angiospermas. — *Bol. Soc. Arg. Bot.* 1 : 3 : pp. 169-208. 1946.

FRENGUELLI, J. (1954). El Gondwana inferior en la Argentina. — *Physis* : 20; nº 59. 1954.

FFÖEG, O. A. (1937). The Devonian floras and their bearing the origin vascular plants. — *The Bot. Rev.* : 3 : 11 : pp. 263-292. 1937.

JEFFREY, E. C. (1912). The relations of Paleobotany to Botany. 2. Morphology. — *Am. Nat.* : 46 : pp. 225-238. 1912.

JUST, TH. (1957). Fityty Years of Paleobotany. 1906-1956. — *Am. Journ.* 44 : 1 : pp. 93-99. 1957.

KOCH ESKE, B. (1964). Review of fossil floras and nonmarine deposits of West Greenland. — *Gronlands Geologiske undersogelse. Miscellaneous Papers* nº 43. 1964.

KON'NO, E. (1960). *Schizoneura manchuriensis* Kon'no and its Fructification (Manchurostachys n. gen.) from the *Gigantopteris-nicotianaefolia*-bearing Formation in Penchinu Coalfield, Northeastern China. — Sc. Deps., Tohoku Univ., Dendai. Japan, 2nd. Ser. (Geol.) Sp. Vol. : 4 : pp. 163-188. 1960.

KOZLOWSKI, R. and GREGUSS, P. (1959). Discovery of Ordovician land plants. — *Act. Pal. Polonica* : 4 : 1 : pp. 1-9. 1959.

KRYSHTOFOVICH, A. N. (1937). The climates of the later Paleozoic. — *XVII. Inst. Geol. Congr.* 1937, pp. 175-179. Moscú, 1940.

LEVYNS, M. R. (1938). Some evidence bearing on the past history of the Cape Flora. — *Tram. Roy. Soc. S. Afr.* XXVI : 4 : pp. 401-423.

LEVYNS, MARGARET R. (1964). Migrations and Origin of the Cape Flora. Press. Add. — *Trans. Roy. Soc. Afr.* 37 : pt. 2 : pp. 85-107. 1964.

LAM, H. J. (1948). A news System of the Cormophyta. *Blumea* : 6 : 1 : pp. 281-289. 1948.

LAM, H. J. (1959). Morfología, Evolución y Filogenia en el Reino Vegetal. — *Rev. Univ. Madrid.* 8 : nos. 29-31 : pp. 81-126. 1959.

LAM, H. J. (1961). Reflection on Angiosperm Phylogeny I-II. — Konink. Nederl. Ak. Wetenschappen. *Proc. Biol. and Med. Sc. Ser.* C. 64 : 3 : pp. 251-276. 1961.

LECLERCQ, S. (1954). Are the Psilophytales a Starting on a resulting point? *Svensk. Bot. Tidskrift.* Bd. 48, H. 2 : 301315 pp. 1954.

MÄDLER, K. (1964). Die geologische Verbreitung von Sporen und Pollen in des Deutschen Trias. — *Beihfte zum Geologischen Jahrbuch*, H. 65. 1964.

MEEUSE, A. D. J. (1961). The Pentoxylales and the origin of the Monocotyledons. Konin. Nederl. Ak. Wetenschappen. — *Proc. Biol. and Med. Sc. Ser.* C. 64 : 4 : pp. 543-559. 1961.

MELVILLE, R. (1960). A new Theory of the Angiosperm Flower. — *Nature* 188. pp. 14-18. 1960.

MELVILLE, R. (1962). A new Theory of the Angiosperm flower : I. — *Kew Bull.* : 16 : 1 : pp. 1-48. 1962.

MELVILLE, R. (1963). A new Theory of the Angiosperm flower : II. — *Kew Bull.* : 17 : 1 : pp. 1-62. 1963.

RAO, V. C. (1957). Cytotaxonomy of the Proteaceae. — *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* 82 pt. 2 : pp. 257-271. 1957.

PLUMSTEAD, E. (1961). The Permo-Carboniferous Coal Measures of the Transvaal South Africa — an axample of the contrasting Stratigraphy in the Southern and Northern Hemispheres. — 4eme. Congr. Avanc. Et. Stratigr. Carb. : 2 : pp. 545-550. 1961.

PLUMSTEAD, E. (1962). 2. Fossil Floras of Antarctica. — *Trans-Antartic Exp.* 1955-1958. *Sc. Rep.* nº 9. Lond. 1962.

SEWARD, A. C. (1933). *Plant life through the ages.* 1933.

SITHOLEY, R., SRASVASTAVA V. and VARMA, C. P. (1953). Microfossils from the Upper Vindhyans, with a discussion on the age of the Vindhyans in the light of the plant fossil discoveries. — *Proc. Nat. Inst. Sc. India* : 19 : 2 : pp. 195-202. 1953.

SKOTTSBERG, C. (1955). La influencia del Continente Antártico en la vegetación de las tierras australes. — *Moliniana* : 1 : pp. 99-105. Santiago de Chile. 1955.

SPORNE, K. R. (1959). On the Phylogenetic Classification of Plants. — *Am. Journ. Bot.* 46 : 5 : pp. 385-394. 1959.

SUESSENGUTH, K. (1950). The flora of Australia as a measure of the Antiquity of the Angiosperms. — *Pacific Sc.* 4 : 4 : pp. 287-308. 1950.

THOMAS, H. H. (1932). The old morphology and the new. — *Proc. Linn. Soc. Lond. Session* 1932-1933, pt. I : pp. 17-32.

THOMAS, H. H. (1958 *a*). Fossil plants and evolution. — *Journ. Linn. Soc. Lond. Darwin-Wallace. Centenary*. 1958.

THOMAS, H. H. (1933). On some pteridosperms plants from the Mesozoic rocks of South Africa. — *Trans. Roy. Soc. Lond.* B : 222 : pp. 193-265. 1933.

THOMAS, H. H. (1958 *b*). Paleobotany an the evolution of the flowering plants. Press. Add. — *Proc. Linn. Soc. Lond.* : 169 : pt. 1-2 : pp. 134-143. 1958.

THOMAS, H. H. (1961). The evolution of Angiosperms; historical and ecological evidence. — *Proc. Linn. Soc. Lond.* 172; pt. 1 : pp. 1-6. 1961.

TOWNROW, J. A. (1957). On *Dicroidium*, probably a Pteridospermous leaf and othes Leaves removed from this Genus. — *Trans. Geol. Soc. South Africa* : 60, 1957.

TURRILL, W. B. (1942). Taxonomy and Phylogeny. III. — *Bot. Rev.* : 8 : 10 : pp. 655-707. 1942.

TUTIN, T. G. (1952). Phylogeny of Flowering Plants : Fact or Fictionfl — *Nature*. Vol. 169 : nº 4291 : pp. 126-127. 1952.

WALTON, J. (1953). An Introduction to the Study of Fossil Plants. — London. 2nd., pp. 251. 1953.

WHITE, MARY (1963). Reproductive structures in Australian Upper Permian Glossopteridae. — *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* : 88; pt. 3 : nº 40, pp. 392-396. 1963.

WIELAND, G. R. (1929). Views of higher seed-plant descent since 1879. — *Science*, 70, nº 1810; pp. 223-228. 1929.

WIELAND, G. R. (1929). Antiquity of the Angiosperm. — *Proc. Internat. Congr. Plant Science Ithaca*, N. Y. Vol. I : pp. 429-454. 1929.

SINGH, R. N. (1954). *Fristchiella tuberosa* and the algal ancestry of higher plants. *VIII e. Congr. Int. Bot. Sec.* 17 : 1-4. París 1954.

HAWKES, J. G. and SMITH, P. (1965). Continental Drift and the Age of Angiosperm Genera. *Nature*, vol. 207, nº 4992; pp. 48-50. 1965.

MUSEO ARGENTINO DE CIENCIAS NATURALES "BERNARDINO RIVADAVIA"

E INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACION DE LAS CIENCIAS NATURALES

Publicaciones de Extensión Cultural y Didáctica, No. 13, Diciembre de 1965